Institut royal des Sciences naturelles de Belgique

BULLETIN

Tome XXXVII, n° 36

Bruxelles, décembre 1961

Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

MEDEDELINGEN

Deel XXXVII, nr 36

Brussel, december 1961

UTILITE FONCTIONNELLE DE LA CALLOSITE APICALE DES SPIRIFERIDAE.

par Antoine VANDERCAMMEN (Bruxelles).

En 1893, J. HALL et J. M. CLARKE (p. 29) avaient remarqué : « A character which appears at times in other groups, but which here possesses the highest significance, is the gradual development of the callosity or transverse plate in the apex of the delthyrium... In its simpler manifestations, it is a testaceous deposit extending across the delthyrium from its inner margins; as its size increases it unites the dental lamellae, fills the rostral cavity of the valve and extends forward along the bottom of the shell between the posterior extremities of the diductor muscular bands».

Il s'agit là, je crois, de la première description de la callosité apicale et de la plaque delthyriale (citée d'ailleurs clairement dans l'explication de la planche 26 : « s' = transverse delthyrial plate »). Les auteurs en ont fait le caractère (cependant non exclusif) d'un groupe de spirifères qu'ils ont appelés *Ostiolati*, ayant pour type *Spirifer ostiolatus* E. SCHLOTHEIM.

En 1901, D. P. OEHLERT figure dans une coupe du *Spirifer verneuili* R. I. MURCHISON (p. 250, fig. 12a-b) ce qu'il appelle une cloison transversale qui se prolonge en deux crêtes aiguës.

La plaque delthyriale, tant par son caractère particulier que par sa constance ne devait pas tarder à être utilisée en systématique. Elle acquiert d'ailleurs une grande importance dans le travail de G. FREDERICKS dès 1916 (p. 14 et 21). L'auteur s'en sert pour séparer les *Delthyrinae* en deux groupes : les *aperturatae* qui n'ont pas de plaque delthyriale et les *ostiolatae* qui en possèdent une. Ce dernier groupe comporte plusieurs

genres : *Cyrtia, Spinocyrtia, Cyrtinella, Cyrtina, Spinocyrtina* et *Squamulariina*. Elle est figurée (fig. 9-10, p. 40; fig. 11, p. 41) et l'auteur en donne une description dans une note parue en 1918 (p. 2319) où il est dit en substance : « La plaque delthyriale part du sommet du delthyrium et est située entre les lamelles dentaires toujours plus bas que le niveau de la surface de l'aréa. Quelquefois la plaque delthyriale fusionne par ses bords avec le pseudodeltidium, par exemple, chez certaines *Cyrtia*, pour former le foramen, ouverture de passage du pédoncule ».

Dans un ouvrage du même auteur, daté de 1919 mais paru en 1924 (p. 297), on voit les *Spiriferidae* divisés en dix sous-familles dont la huitième, les *Cyrtinae*, est caractérisée par un appareil apical « *ostiolatus* » composé de plaques apicales (lamelles dentaires) et d'une plaque delthyriale. La neuvième, les *Syringothyrinae*, possède un appareil apical transitoire comprenant des lamelles dentaires, une plaque delthyriale et un syrinx. La dixième, les *Spiriferininae*, a un appareil apical pseudosepté avec lamelles apicales, plaque delthyriale et pseudoseptum.

Dans ses Tabula Synoptica Familiae Spiriferidarum, G. FREDERICKS (1926, p. 410) accorde à la plaque delthyriale une valeur systématique encore accrue dans les genres *Cyrtella* G. FREDERICKS 1919, *Cyrtia* J. W. DALMAN 1828, *Cyrtospirifer* D. NALIVKIN 1918 et *Spinocyrtia* G. FREDERICKS 1916, qui appartiennent à la sous-famille des *Cyrtiinae* (=*ostiolati* J. HALL et J. M. CLARKE 1893); dans les genres *Cyrtinella* G. FREDERICKS 1916, *Cyrtina*, T. DAVIDSON 1858, *Syringothyris* N. H. WINCHELL 1863, *Davidsonella* G. FREDERICKS 1924, *Spinocyrtina* G. FREDERICKS 1916, *Squamulariina* G. FREDERICKS 1916 et *Cyrtinellina* G. FREDERICKS 1924 qui appatiennent à la sous-famille des *Syringothyrinae*. Citons enfin dans la famille des *Spiriferininae* les genres *Mentzelia* F. A. QUENSTEDT 1827 et *Spiriferina* A. D'ORBIGNY 1847. Les schémas de l'appareil apical, qui accompagnent ce travail (voir p. 422), indiquent clairement que la présence d'une plaque delthyriale n'existe que dans quelques types de structures.

En 1932, W. PAECKELMANN, dans son importante recherche sur la systématique des *Spiriferidae*, expose les différents classements adoptés jusqu'alors et discute la valeur des éléments discriminatoires utilisés par les auteurs. Au sujet de la plaque delthyriale il dit notamment ceci : « Auch die systematische Bedeutung der Delthyrialplatte (apical callosity von J. HALL und J. M. CLARKE) ist stark überwertet; zweifellos ist das Vorhandensein oder Fehlen dieser Platte für die Aufteilung der einzelnen Gattungen von Wichtigkeit; aber die grundsätzliche Unterscheidung von Spiriferen mit und ohne Delthyrialplatte(*ostiolati* und *aperturati)* ist unhaltbar, da diese Platte ein sekundär erworbenes Element des Apikalapparates darstellt und sich in mehreren Spiriferenreihen (punktierten und unpunktierten) heraus gebildet hat » (p. 19).

On voit ici que W. PAECKELMANN n'accorde plus à la plaque delthyriale qu'une valeur secondaire, mais il s'en sert néanmoins pour séparer *Hysterolites* et *Delthyris* de *Spinocyrtia* (p. 59), *Spirifer* s.s. *Choristites* et *Spiriferella* de *Cyrtospirifer* (p. 59 et 60), *Eospirifer* de *Cyrtia* (p. 59).

La plaque delthyriale, malgré les discussions auxquelles elle a donné lieu, n'en conserve pas moins une valeur systématique qu'il m'a paru utile de préciser par la recherche de son origine et surtout de son utilité fonctionnelle.

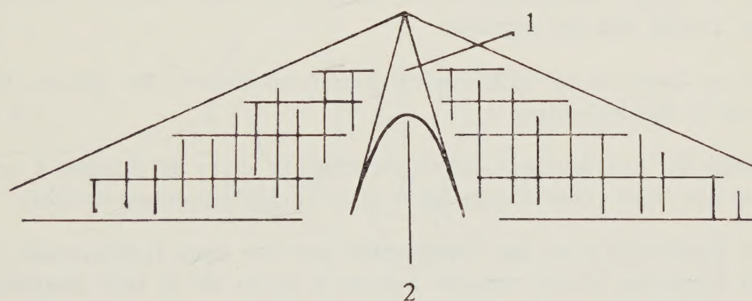


Fig. 1. — Schéma de la position de la plaque delthyriale dans le delthyrium. 1 : plaque delthyriale; 2 : arc basal de la plaque delthyriale.

D'après mon expérience personnelle, basée sur l'cbservation de nombreuses sections polies et de lames minces, la plaque delthyriale est une formation callotestaire qui relie les lamelles dentaires (Fig. 1) en divisant la cavité apicale centrale en deux cavités secondaires : la cavité postdelthyriale, comprise entre la plaque delthyriale et la paroi interne de la valve et la cavité deltidiale comprise entre la plaque delthyriale et le deltidium. Elle prend naissance à l'extrémité du crochet, descend dans la cavité apicale où elle se termine par deux prolongements formant un arc le long de la paroi des lamelles dentaires. Dans le delthyrium, elle est souvent concave (Fig. 2A), parfois convexe et carénée (Fig. 2C). En coupe perpendiculaire au plan de symétrie bilatérale, elle apparaît généra-

lement biconcave mais elle peut aussi avoir ses bords parallèles; quelquefois elle est concavo-convexe (Fig. 2B) et peut se confondre avec un deltidium. Dans le plan de symétrie bilatérale, elle se présente généralement sous forme d'une masse à courbure sigmoïde (Fig. 6C).

La cavité post-delthyriale marque une nette tendance au colmatage dans de nombreuses espèces. Ce remplissage s'effectue au moyen de couches successives de callotest qui finissent par faire disparaître la cavité et la paroi interne de la valve ventrale. En coupe, la courbe devient régulière et rappelle celle d'une callosité apicale simple (Fig. 6A).

La cavité deltidiale ne se colmate que dans des cas très rares qui sont d'ailleurs spécifiques (par exemple *Cyrtospirifer bisinus* (H. LE HON) où le deltidium se soude à la plaque delthyriale).

J'ai remarqué aussi :

1) que la plaque delthyriale existe dans un grand nombre d'espèces où elle n'avait pas été signalée;

2) que sa forme et sa taille varient beaucoup suivant les genres, les espèces et les individus;

3) qu'elle est sensiblement moins développée dans les formes à grande aréa que dans celles à aréa basse et à crochet fortement courbé;

4) que lorsqu'elle n'est pas représentée par une lame transversale, il y a soit formation d'une callosité apicale à partir de la face intérieure de la valve, soit formation de dépôts callotestaires sur les parois internes des lamelles dentaires.

Dans *Minatothyris maureri* (E. HOLZAPFEL), par exemple, elle semble ne pas exister. Cependant, les lamelles dentaires s'épaississent au point de se toucher tout en laissant deux vides qui ne sont autres que les cavités post-delthyriale et deltidiale. Il y a donc formation d'un dépôt homologue à une plaque delthyriale qui a d'ailleurs été désigné sous le nom de « coussinet septal » par A. N. SOKOLSKAIA (1941, p. 12). Il en est de même dans *Choristites*, mais ici la cavité post-delthyriale est rapidement colmatée. Dans les *Ambocoeliinae* elle est quelquefois médianement carénée. Dans *Gürichella* elle est si petite qu'elle peut passer inaperçue. Enfin, elle peut être remplacée par un simple épaississement de la coquille sans formation de cavité post-delthyriale de sorte que, lorsqu'elle se présente sous forme de lamelle individualisée, elle n'est en somme qu'un cas particulier de la callosité apicale.

De tout ceci on peut conclure que la plaque delthyriale est fonctionnelle par sa face delthyriale seulement puisque la cavité post-delthyriale tend à se colmater. Or, cette face était vraisemblablement en rapport direct ou indirect avec le pédoncule. J'ai essayé d'élucider cette question par l'anatomie comparée.

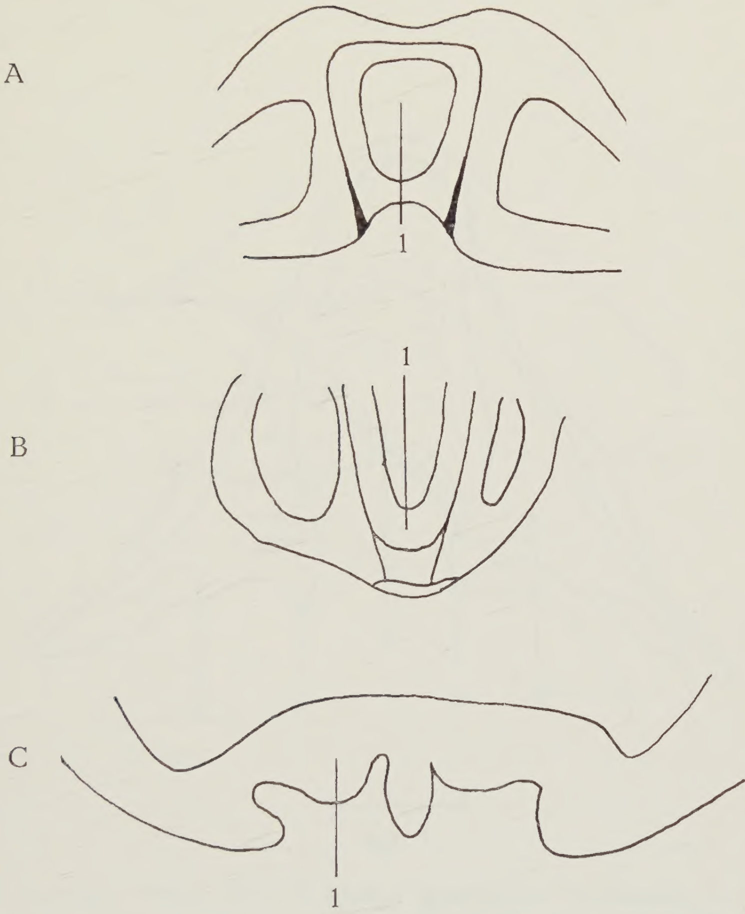


Fig. 2. — Aspect de la plaque delthyriale en coupe perpendiculaire au plan de symétrie bilatérale.

1. — plaque delthyriale; — A : dans *Cyrtospirifer;* — B : dans *Plectospirifer;* — C : dans *Crurithyris.*

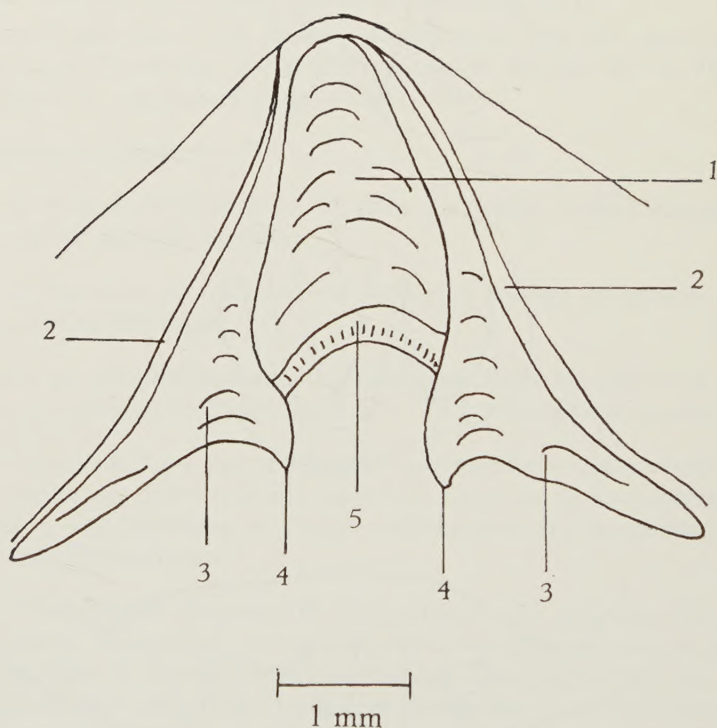


Fig. 3. — Appareil apical dans *Hemithyris psittacea* (J. F. GMELIN) (espèce récente).

1 : plaque delthyriale; — 2 : bourrelet deltidial recouvert par la lamelle deltidiale; — 3 : lamelle deltidiale; — 4 : incurvation de la lamelle deltidiale continuant le col pédonculaire; — 5 : bande d'insertion de l'anneau capsulaire.

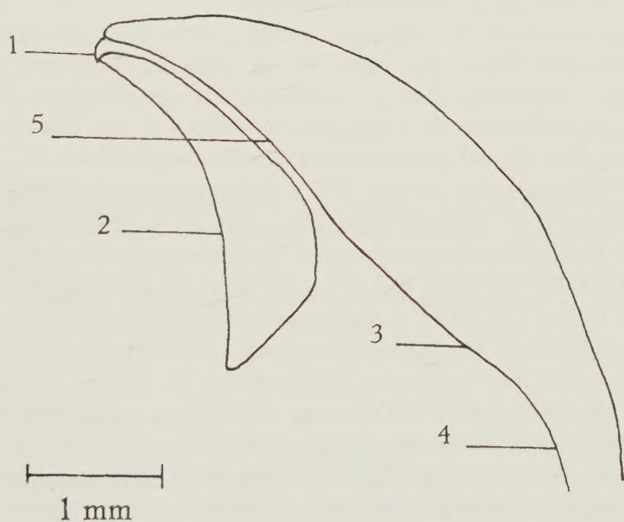


Fig. 4. — Coupe dans le plan de symétrie bilatérale de Trigonosemus du Crétacé. 1 : foramen; — 2 : deltidium: — 3 : callosité apicale (plaque delthyriale); — 4 : cavité post-delthyriale; — 5 : canal pédonculaire.

Le pédoncule, organe de fixation, a été spécialement étudié par T. EKMANN en 1897 (p. 169) et j'ai tiré de nombreux renseignements de son travail.

Le pédoncule des Télotrémates se compose d'une masse centrale de tissu conjonctif entouré d'une gaine plus ou moins cornée, logée dans un sac : la capsule. Celle-ci est indépendante du sac viscéral et fixée directement à la paroi de la valve par l'anneau capsulaire du foramen et par le pédonculaire médian qui paraît jouer le rôle d'un ligament plutôt que celui d'un muscle. La capsule est également en rapport avec la valve ventrale au moyen des pédonculaires ventraux qui font rentrer le pédoncule dans la coquille. Les pédonculaires dorsaux, au contraire, tirent la capsule vers l'extérieur, de sorte que c'est la capsule qui subit les tractions musculaires et non le pédoncule lui-même.

Celui-ci proprement dit présente souvent à la base un renflement, le bulbe pédonculaire, fixé au fond de la capsule. Les mouvements de translation du pédoncule dans le foramen sont certainement peu étendus à cause de l'agencement de l'appareil lui-même et du fait que l'anneau capsulaire est fixé au col pédonculaire (pedicle-collar).

Parmi les Télotrémates actuels, il y a une rhynchonelle commune *Hemithyris psittacea* (J. F. GMELIN) qui porte une plaque delthyriale (Fig. 3) comparable à celle des *Spiriferidae*. Cette espèce a été étudiée par T. EKMANN (1897, p. 230) qui a figuré une coupe de la région apicale (pl. IX, fig. 132 et 133). On y remarque au crochet ventral une formation que l'auteur appelle « die Hackbildung an der ventral Schale » (p. 239) et qui n'est autre que la plaque delthyriale. J'ai eu en mains plusieurs exemplaires de cette espèce à l'état sec et d'autres conservés en alcool et j'ai pu examiner cette formation de près. Ainsi que l'indique la figure 132 de T. EKMANN, la capsule est fixée à la base de la plaque delthyriale d'une part et à la valve dorsale d'autre part, de sorte que l'ouverture delthyriale est complètement obturée par l'anneau capsulaire (Kapselring). L'étanchéité de cet ensemble est donc assurée et les côtés sont protégés par deux lamelles deltidiales. Entre la capsule et la paroi de la valve ventrale existe un vide (Körperhöle) communiquant avec la cavité viscérale. Cet espace s'ouvre depuis la base de la plaque delthyriale jusqu'au pédonculaire médian (Kapselband) qui fixe le sac à la paroi de la valve.

Une comparaison avec les térébratules me fait penser comme B. V. MILORADOVITCH (1937, p. 533) que le pedicle-collar est l'homologue de la plaque delthyriale des *Spiriferidae*. Or, si on examine le foramen des térébratules, on voit que celui-ci est limité intérieurement par un épaississement conique formé en partie par une lame subcirculaire descendant quelque peu dans la valve, et en partie par les lamelles deltidiales qui, en fermant le cercle, donnent à l'ensemble un collier pédonculaire. Celui-ci joue donc le rôle d'une gaine avec un diaphragme sur les bords de laquelle vient se fixer l'anneau capsulaire. Il semble que le pédicle-collar soit un organe de fixation du sac pédonculaire et en même temps un organe squelettique protecteur empêchant par son étranglement toute pénétration de corps étrangers ou parasites.

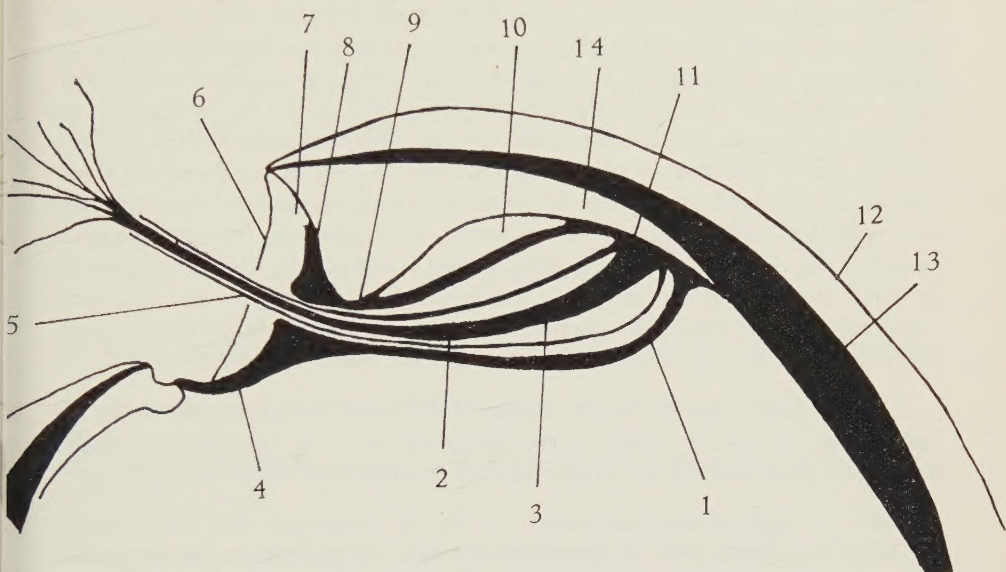


Fig. 5. — Reconstitution schématique du complexe pédonculaire d'un *Spiriferidae*. 1 : capsule pédonculaire; — 2 : masse centrale de tissu conjonctif; — 3 : gaine cornée; — 4 : anneau capsulaire appuyé sur le col pédonculaire; — 5 : foramen; — 6 : deltidium; — 7 : cavité deltidiale; — 8 : face fonctionnelle de la plaque delthyriale; — 9 : plaque delthyriale; — 10 : cavité post-delthyriale; — 11 : pédonculaire médian; — 12 : fibrotest; — 13 : primotest; — 14 : callotest.

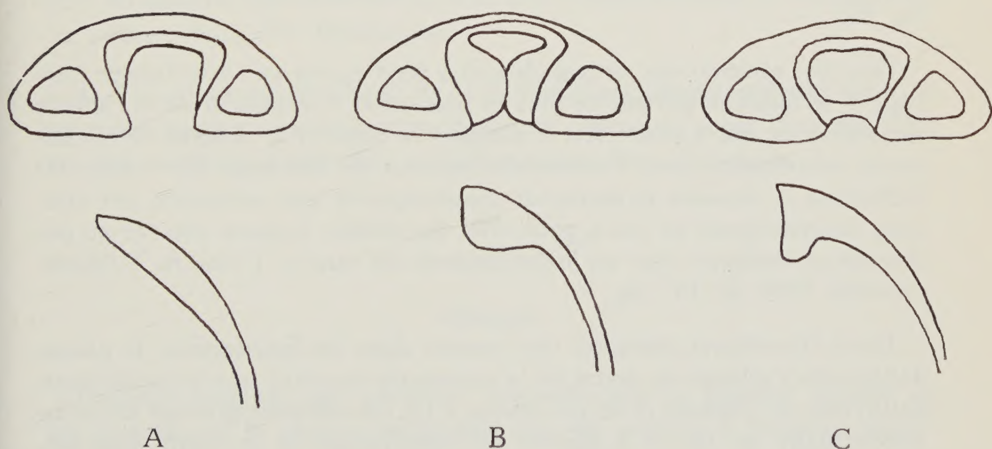


Fig. 6 . — Coupes schématiques dans le crochet de *Spiriferidae* destinées à montrer les trois aspect de la callosité apicale.

I : coupes perpendiculaires au plan de symétrie bilatérale.

II : coupes dans le plan de symétrie bilatérale.
A : callosité apicale simple; — B : coussinet septal; — C : plaque delthyriale.

Dans *Hemithyris psittacea* le cercle du pedicle-collar n'est pas complet et composé d'une plaque delthyriale en tous points comparable à celle des *Spiriferidae* et d'une paire de plaques deltidiales qui rétrécissent l'ouverture. Celle-ci est d'ailleurs limitée par le crochet de la valve dorsale qui pénètre réellement dans la ventrale. Le sac pédonculaire est fixé par son anneau d'une part sur la plaque delthyriale, le long d'une bande d'insertion située en bordure de l'arc basal et d'autre part sur les lèvres internes des lamelles deltidiales qui s'incurvent, s'amincissent et continuent la bande d'insertion de la plaque delthyriale. L'anneau capsulaire s'applique et glisse enfin sur le crochet de la valve dorsale. L'ouverture est donc pratiquement imperméable. Ici encore, le complexe plaque delthyriale- lamelles deltidiales paraît construit pour empêcher toute pénétration.

L'utilité fonctionnelle de la plaque delthyriale est donc de servir de support au sac pédonculaire et de constituer avec les lamelles deltidiales ou le deltidium une gaine conductrice et protectrice du pédoncule.

Dans *Cyrtiopsis murchisoniana* (L. G. DE KONINCK) dont le foramen est situé tout juste sous la pointe du crochet, le pédoncule devait passer dans l'étroit canal formé par la plaque delthyriale et l'épais deltidium.

Dans *Trigonosemus* du Crétacé (Fig. 4), le canal pédonculaire est proportionnellement très long et très mince, tel un tube capillaire aboutissant à un minuscule foramen, ce qui démontre que ce canal reste fonctionnel malgré son étroitesse, au moins pendant un certain temps. Dans *Cyrtospirifer bisinus* (H. LE HON) le canal est totalement colmaté par la callosité deltidiale, ce qui implique que le pédoncule n'a plus de passage et par conséquent n'existerait plus (voir A. VANDERCAMMEN 1959, p. 109, fig. 83).

Dans les térébratules, le pedicle-collar tend également à se fermer avec l'âge et le foramen devient de plus en plus étroit. L'épaisseur de la coquille augmente, ce qui a pour effet d'allonger le canal. J'ai observé ce phénomène notamment dans *Terebratula maxima* du Diestien. De même, les deltidiums à foramen hypothyride diaphragment leur ouverture par couches concentriques; ce qui a pour effet de rétrécir l'espace réservé au pédoncule et implique ainsi un amincissement de celui-ci (voir A. VANDERCAMMEN 1959, pl. IV, fig. 1).

Dans *Hemithyris psittacea*, tout comme dans les Spiriferidae, la plaque delthyriale s'allonge au cours de la croissance pendant que la cavité post-delthyriale se colmate et ici on assiste à un refoulement graduel du bulbe pédonculaire au fur et à mesure du remplissage de la cavité post-delthyriale. Tout se passe comme si le pédoncule s'atrophiait avec l'âge et qu'à un certain moment il y avait résorption du point d'attache avec libération de la coquille. Cette libération pourrait s'expliquer par une éjection naturelle de l'animal hors de la colonie surpeuplée, soit pour l'essaimage de l'espèce si la maturité sexuelle est atteinte, soit encore pour la débar-

rasser d'un cadavre encombrant. Il faut savoir que la coquille des brachiopodes télotrémates est absolument étanche même après la mort de l'individu et que le grand espace interne peut se remplir de gaz et permettre ainsi à la coquille de voyager entre deux eaux.

Conclusions.

1) Chez les *Spiriferidae*, la cavité apicale centrale tend à se colmater.

2) La callosité apicale se présente sous trois aspects : (Fig. 6)

a) simple callosité tapissant la paroi interne de la valve sans division de la cavité apicale,

b) coussinet septal formé par l'épaississement des parois latérales des lamelles dentaires avec division de l'espace en cavités post-delthyriale et deltidiale,

c) plaque delthyriale individualisée reliant les lamelles dentaires avec nette division de l'espace en cavités post-delthyriale et deltidiale (compliqué parfois d'un syrinx dont la fonction nous échappe encore).

3) L'utilité fonctionnelle de la callosité apicale est de servir de support à l'anneau capsulaire puisqu'elle est anatomiquement l'homologue du col pédonculaire des térébratules.

4) La valeur systématique de la callosité apicale est certaine mais ne peut être prise en considération dans une espèce qu'après l'examen d'un nombre suffisant d'individus et suffisamment bien conservés.

Résumé.

L'auteur constate par anatomie comparée que la callosité apicale ou son homologue la plaque delthyriale sert de support à l'anneau capsulaire du pédoncule.

Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.
Laboratoire de Géologie de l'Université Libre de Bruxelles.

Index Bibliographique.

Ekmann, T.

1897. *Beiträge zur Kenntnis des Stieles der Brachiopoden.* (Zeitsch. wiss. Zool., LXII, pp. 169-249, 4 pl.)

Fredericks, G.

1916. *On some Paleozoic Brachiopoda from Eurasia.* (Mém. Com. Géol. n. s. 156)
1924. *Etudes paléontologiques 2. Sur les Spiriferidae du Carbonifère supérieur de l'Oural.* (Bull. Com. Géol. 1919, 38, pp. 295-324.)
1926. *Synopsis of the genera of the family Spiriferidae King.* (Bull. Acad. Sci. U. R. S. S., 20, 5-6, pp. 393-423.)

Hall, J. and Clarke, J. M.

1893. *An introduction to Study of the Genera of Palaeozoic Brachiopoda.* (Pal. of New-York, VIII, 2, 2.)

Miloradovitch, B. V.

1937. *Morphogenesis of the ventral valve in Spiriferidae.* (Problems palaeont., 2-3, pp. 501-535.)

Muir-Wood, H.

1934. *On the internal structure of some Mesozoic Brachiopoda.* (Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, vol. 223, XII, pp. 511 à 566.)

Oehlert, D. P.

1901. *Fossiles Dévoniens de Santa Lucia* (Espagne). (Bull. Soc. Géol. France 4, 1, pp. 233-250.)

Paeckelmann, W.

1932. *Versuch einer zusammenfassenden Systematik der Spiriferidae King.* (Neues Jhb. Miner. Stuttgart, 67, B, pp. 1-64.)

Sokolskaia, A.N.

1941. *Lower Carboniferous and Devonian-Carboniferous Brachiopods of the Moscow basin.* (Trav. Inst. paléozool. Acad. Sci. U.R.S.S. 12, 2, p.12.)

Vandercammen, A.

1959. *Essai d'étude statistique des Cyrtospirifer du Frasnien de la Belgique.* (Mém. Inst. roy. Sci. nat. de Belg. n° 145.)

Williams, A.

1956. *The calcareous shell of the Brachiopoda and its importance to their classification.* (Biological Reviews Cambridge Phil. Soc. vol. 31, pp. 243-287.)

Ad. Goemaere, Imprimeur du Roi, 21 rue de la Limite, Bruxelles-3